

DE GROEVORMEN VAN KORALEN ALS MILIEU-INDICATOREN

door A.A. Manten

INLEIDING.

Onder koralen - in ecologische zin - verstaat men een grote verscheidenheid aan diersoorten uit de classes Anthozoa en Hydrozoa (met inbegrip van de Stromatoporida) van het phylum der Coelenterata. De Anthozoa kunnen daarbij weer worden onderverdeeld in de Octocoralla, Hexacoralla, Rugosa (Tetracoralla)+, Tabulata+, en Heliolitida +. Ecologisch kunnen echter twee nauw gedefinieerde groepen worden onderscheiden, welke groepen dwars door de systematische eenheden heen lopen:

1. Rifkoralen of hermatypische koralen: gekenmerkt door de aanwezigheid - in hun endodermale weefsels - van grote aantallen symbiotische, eencellige, dinoflagellate algen, of zooxanthellae (Gymnodinium);

2. Ahermatypische - of "diepzee" koralen: bezitten geen zooxanthellae.

HERMATYPISCHE KORALEN. De verspreiding der hermatypische koralen is - door de wederzijdse afhankelijkheid van de koraalpolyphen en hun algen - symbionten - nauw beperkt. De eisen, welke aan de omgeving worden gesteld, zijn in sterke mate die, welke nodig zijn voor het bestaan der zooxanthellae.

Voedsel: Koralen zijn carnivoren met hoog ontwikkelde voedingsmechanismen, in staat levend plankton te vangen en te verteren. Er bestaat geen nauwe correlatie tussen de beschikbare voedselhoeveelheden en de koraalgroei: de groei in rustige lagunes, waar de planktonhoeveelheden groot zijn, is niet sterker dan aan de buitenkant van een rif, waar plankton slechts in kleine hoeveelheden beschikbaar is. Bloeiende riffen vindt men midden in oceanen, waar de planktonvoorraden opvallend klein zijn. Klaarblijkelijk zijn de voedselbehoeften van koralen zeer gering, mogelijk lager dan in de meeste groeiplaatsen beschikbaar is.

Beweging van het water: Vooral waar de voedselhoeveelheden gering zijn, is een zekere watercirculatie noodzakelijk, om de aanvoer van voedsel tot binnen de straal, waarin de polyphen hun werk verrichten, te verzekeren. Een zekere beweging van het water is verder ook noodzakelijk voor een voldoende hoeveelheid zuurstof in het water, daar de behoefte aan zuurstof, vooral des nachts, groter is dan de hoeveelheid, die beschikbaar komt door de fotosynthese der zooxanthellae. Circulatie van het water is, op de derde plaats, ook een belangrijke faktor bij het voorkomen dat riffen onder slib begraven raken.

Diepte en licht: Hermatypische koralen leven vanaf de oppervlakte tot op een maximale diepte van 90 m; de meerderheid van hen vindt men echter op diepten van minder dan 50 m en verreweg de krachtigste groei treedt op in water van minder dan 20 m. diepte. De zeediepte is hier echter niet alleen de bepalende faktor; veel meer moet die gezocht worden in het feit, dat op een diepte van 20 m de intensiteit van de stralingsenergie, noodzakelijk voor het leven der zooxanthellae, gedaald is tot een onbetekenend percentage van zijn oppervlaktewaarde. Het fototropisme der rifkoralen moet worden toegeschreven aan het fotofiele karakter der zooxanthellae, welke in maximale hoeveelheden worden aangetroffen in het weefsel van polyphen, die leven op diepten van 4 tot 5 m, met een afname boven en onder deze dieptezone.

Temperatuur: De hermatypische koralen zijn beperkt tot de ondiepe wateren van de tropen. Ze kunnen, gedurende enige tijd, een minimum temperatuur verdragen van 16 - 17° C., maar gedijen het best en planten zich het sterkst voort binnen de zone van 25-29° C. De maximum temperatuur, die deze koralen kunnen verdragen wisselt tussen 34½ - 38° C.

Zoutgehalte: Koralen zijn strikte zeedieren. Het zoutgehalte, dat de rifkoralen kunnen verdragen ligt tussen 27 en 40‰, maar het optimum ligt rond de normale zoutgehalten van 36 - 36‰. Toevoer van zoet water, ook slechts gedurende korte periode, is in de meeste gevallen fataal.

Sediment en ondergrond: Koralen kunnen slechts zelden leven in gebieden met een sterke sedimentatie, of daar waar grote hoeveelheden sediment door de golven of door stromingen over de bodem worden voortbewogen. Planulae kunnen zich als regel alleen vast zetten op een stevige ondergrond, zoals gesteente, andere koralen, schelpen en skeletdelen van andere organismen, losse blokken en kleinere stabiele deeltjes. Sediment en suspensie is op zichzelf niet direkt schadelijk en koralen zijn - als in het vervolg nader zal worden besproken - in verrassende mate in staat zich daaraan aan te passen, maar wanneer de accumulatie op de bodem in snel tempo plaats vindt, worden zowel planulae als kolonies snel gesmoord. Sediment in suspensie wordt pas dan schadelijk, als het een troebelings veroorzaakt, die het doordringen van licht sterk belemmert.

Groeisnelheid: De groeisnelheid of toename van het skelet is in sterke mate afhankelijk van de temperatuur en van de structuur van het skelet. Het metabolisme en de groeisnelheid zijn hoger, naarmate de gemiddelde jaartemperatuur van het water hoger is. Bij geringe seizoenschommelingen is de groei continu, behoudens wanneer een verzakking optreedt tijdens de planulatieperiodes. Wanneer wel verschillen van enige betekenis optreden, gaat de groei op en neer met de temperatuur. Ook de skeletstructuur is van invloed: de groei is sterker bij soorten met een licht, poreus skelet en langzamer bij vormen met dicht opeenstaande polypen. De jaarlijkse hoogtetoename varieert van 5 mm (20% gewichtstoename) tot 80 mm (80% gewichtstoename).

Duur van het larve stadium: De geografische verspreiding der koralen wordt in sterke mate bepaald door de tijdsduur, gedurende welke de vrij levende planulae door stromingen worden verspreid. Deze wisselt van enkele uren tot verscheidene weken. Planulae zijn beter bestand tegen fluktuaties in hun fysisch milieu dan volwassen rifkoralen.

AHERMATYPISCHE KORALEN. Doordat de ahermatypische koralen geen zooxanthellae bezitten, zijn zij niet afhankelijk van licht. Men vindt ze zodoende op diepten van 0 - 6000 m, met een gemiddelde voorkeur voor het gebied tussen 180 - 360 m. Waar ahermatypische koralen leven in water, waarin nog licht van boven doordringt, schuwen zij dat licht en vindt men hen in grotten, onder overhangende gesteenten e.d., of in de schaduw van hermatypische koralen e.d. Als rifbouwers zijn zij onbetekenend. Zij kunnen temperaturen verdragen van - 1,1 tot +28° C., maar hebben een voorkeur voor water van 8½ - 20° C.; zij zijn dus eerder gematigd-subtropisch dan tropisch. Geografisch gezien vindt men ahermatypische koralen in alle oceanen en zeeën met een zoutgehalte niet beneden de 34‰.

PALAEOZOISCHE KORALEN. De drie overwegend of uitsluitend palaeozoische koraalgroepen - Rugosa, Tabulata en Heliolitida - sluiten zich, volgens alle tot nu toe bekende gegevens, nauw aan bij de recente hermatypische koralen, in het bijzonder bij die uit de lagunes. Ze tonen een voorkeur voor water met een diepte van minder

dan maximaal ca. 50 m, dus binnen de zône, waarin het licht in het water weet door te dringen, hoewel er geen aanwijzingen zijn, dat licht voor hen een noodzakelijke levensvoorwaarde was. De jaarlijkse temperatuur van het zeewater kwam waarschijnlijk niet beneden een minimum van 16 - 21^o C. Ze vereisten geen helder, sedimentvrij water, maar waren niet bestand tegen een snelle sedimentatie. Een voldoende zuurstoftoevoer en een matige watercirculatie waren noodzakelijk.

DE GROEIVORM BIJ KORALEN.

Bij de ahermatypische koralen is de groeivorm als regel min of meer kenmerkend voor de soort, al kunnen ook hier de omstandigheden, waaronder het koraal leeft, of bepaalde beschadigingen, een zekere variatie teweeg brengen. In veel sterkere mate geldt dat echter voor de hermatypische koralen. Deze zijn als regel in aanzienlijke mate aangepast en aanpasbaar aan hun milieu, in het bijzonder met betrekking tot de beweeglijkheid van het water en de verontreiniging daarvan. Verscheidene soorten kan men aantreffen onder een grote variëteit van omstandigheden, in elk der gevallen met een vorm, die niet alleen aan het betreffende bestaan is aangepast, maar die in dat milieu ook voldoende kracht bezit voor een concurrentiestrijd met andere organismen.

Deze variabiliteit bij de koralen heeft geleid tot een grote verwarring inzake het soortsbegrip bij de koralen. Vele soorten zijn gedefinieerd op grond van museumexemplaren - niet zelden slechts fragmenten van kolonies - waardoor herhaalde malen nogal uiteenlopende milieu-aanpassingen van verschillende namen werden voorzien. Anderzijds hebben ecologische onderzoekers meermalen de neiging gehad al te veel te schuiven op rekening van verschillen in biotoop.

Een goed voorbeeld hiervan verschaft ons het hydrozoa geslacht *Millepora*. In de periode vanaf 1758, toen Linnaeus *M. alcicornis*, beschreef, tot aan het einde van de 19e eeuw werden door een groot aantal onderzoekers in totaal niet minder dan 49 "soorten", gecreëerde (*M. alcicornis*, *braziliensis*, *cancellata*, *candida*, *carthaginensis*, *clavaria*, *complanata*, *confertissima*, *crista-galli*, *delicatula*, *dichotoma*, *digitata*, *ehrenbergi*, *esperii*, *exaesa*, *fasciculata*, *faveolata*, *fenestrata*, *folliata*, *forskali*, *gonagra*, *gothica*, *incrassata*, *insignis*, *intricata*, *moniliformis*, *murrayi*, *nitida*, *nodosa*, *parasitica*, *platyphylla*, *plicata*, *porulosa*, *pumila*, *ramosa*, *rugosa*, *sancta*, *schrammi*, *squammosa*, *squarrosa*, *striata*, *taveolata*, *tenella*, *tortuosa*, *trinitatis*, *truncata*, *tuberculata*, *tuberculosa*, *verrucosa*). In de jaren 1898 en 1899 verkondigde Hickson op ecologische gronden, dat er slechts één soort, *M. alcicornis*, bestond, met een zeer sterke variabiliteit. Hij werd hierin gevolgd door verschillende andere onderzoekers, o.a. Crossland en Jones. Deze laatste auteur vermoedde, dat ook bij een aantal andere koralen (s.l.) een geslacht maar uit één, zeer variabele soort, zou blijken te bestaan. Tenslotte nam Boschma (1948) waar, dat ook in één en hetzelfde biotoop verschillende groeivormen van *Millepora* zonder overgangen naast elkaar kunnen voorkomen, wat tóch op soortverschillen wijst. Hij kwam daardoor tenslotte tot het onderscheiden van een tiental soorten (*M. alcicornis*, *exaesa*, *dichotoma*, *squarrosa*, *complanata*, *platyphylla*, *intricata*, *murrayi*, *tenella*, *latifolia*).

In het volgende zal in verschillende gevallen nagegaan worden, in hoeverre bij koralen de groeivorm wisselt met de biotopen, waarin het betreffende koraal voorkomt, terwijl daarna, omgekeerd, een poging zal worden gedaan enkele algemene regels te geven, hoe men uit de groeivormen van de koralen in een locale, fossiele fauna, zekere conclusies kan trekken met betrekking tot het milieu, waar-

in deze hebben geleefd. Hierbij zullen verder alleen de hermatypische koralen (s.l.) en de daarmee vergelijkbare groepen worden beschouwd.

RECENTE RIFBOUWENDE HYDROZOA.

Onder de tegenwoordige rifvormende Hydrozoa neemt het geslacht Millepora een eerste plaats in. Deze vormt als regel vertakkende of verticaal plaatvormige kolonies. Daarbij is steeds het vlak met de sterkste vertakking of de platte zijde van de plaat loodrecht geplaatst op de richting van de waterstroming, zelfs in het ruwste water. Op het eerste gezicht lijkt dit een vreemde zaak, daar immers de kolonies op deze wijze veel sterker aan beschadiging bloot staan. De verklaring moet echter zonder twijfel gezocht worden in de tendentie een zo groot mogelijk aantal poliepen in contact te brengen met de voedselbrengende stroom.

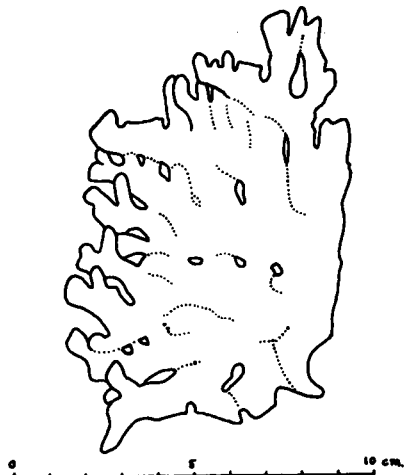
Voorals Boschma (1948) geeft een aantal belangwekkende waarnemingen inzake de aanpassingen van vertegenwoordigers van dit geslacht aan hun levensmilieu.

Invloed van de beweeglijkheid van het water. Een kolonie van Millepora murrayi, die groeit in meer of minder sterk bewogen water bezit grote takken, die vrij stevig en fors gebouwd zijn en talrijke korte, evenwijdige, verticale zijtakjes dragen. Een kolonie uit een meer beschutte omgeving, daarentegen, met rustiger water, blijkt veel slanker hoofd- en zijtakken te bezitten; vooral de laatstgenoemde zijn zeer lang. De kolonie als geheel is veel tengerder en zwakker van bouw dan de vorm uit ruwer water.

Millepora tenella schijnt zijn krachtigste ontwikkeling te vertonen in het sterkst bewogen water. De kolonies van deze soort vindt men niet zelden op de uiterste rand van een rif, zodat ze aan de volle golfslag blootgesteld zijn. Zij vormen daar gewoonlijk plaatachtige groeivormen, die loodrecht van de rifrand oprijzen. Fig. 1 geeft de omtrek van een plaatachtige vorm uit ruw water.



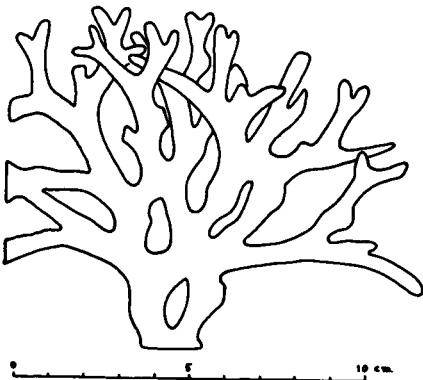
Millepora tenella Ortm.
Baai van Djakarta
rifrand, sterk bewogen water



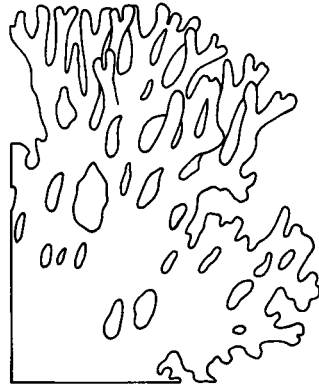
Millepora tenella Ortm.
Baai van Djakarta
beschutte omgeving

De meer of minder sterk dichotoom verdeelde takken zijn vrij breed en dik en verenigen zich in sterke mate, hoewel vooral in het randgebied de afzonderlijke takken nog duidelijk zijn. De omtrek van een tweede kolonie van Millepora tenella - van de uiterste rand van een rif - is weergegeven in fig. 2. Ook deze bezit een plaatachtige vorm, welke loodrecht stond op de rifrand, maar is veel compacter van bouw dan de eerstgenoemde; de takken hebben zich vrijwel geheel verenigd, slechts enkele kleine openingen overlatend. In het randgebied zijn de groeiende takken nog gescheiden. Het exemplaar waarvan de omtrek in fig. 3 is afgebeeld, groeide op het rif, in het buitenste gedeelte, maar temidden van verschillende Madreporaria. De groeivorm ervan is veel minder compact dan in de vorige twee gevallen. De takken spreiden zich vrij uit, allen praktisch in hetzelfde vlak. Zij zijn relatief breed en dik, maar veel langer en onderling maar weinig verbonden. Dit exemplaar vertegenwoordigt min of meer de groeivorm van deze soort in een min of meer beschutte omgeving, maar onder gunstige levensomstandigheden.

Kolonies van Millepora tenella, die leefden aan de binnenzijde van een rif, in een beschutte omgeving, maar met verder minder gunstige uitwendige omstandigheden, bereikten geringere afmetingen, dan die, afgebeeld in de fig. 1-3. De takken spreidden zich vrij uit, maar waren dunner en smaller.



Millepora tenella Otm.
Baai van Djakarta
rifrand, zeer sterk bewogen water



Millepora dichotoma Forskäl omtrek van een deel van een kolonie, onderin stevig gebouwd, aan de randen relatief lange en slanke, duidelijke dichotoom verdeelde vertakkingen. Rode Zee, groeivorm uit rustig water met gunstige levensomstandigheden

Millepora platyphylla gedijt vooral in het aan de golfslag blootgestelde deel van een rif, waar hij grote kolonies vormt, bestaande uit sterke platen, die zich op een honingraat-achtige wijze verenigen. Naar de verder naar binnen toe gelegen delen van het rif gaat de groeivorm vaak over in een incrusterende massa over dode delen van andere koralen. Bij een van zijn proefnemingen bracht Boschma een plaatachtige vorm en een incrusterende massa over naar hetzelfde beschutte gebied, met relatief rustig water. Voor de plaatachtige groeivorm betekende dat een overgang naar een minder gunstig milieu, dan waaraan hij zich geheel had aangepast, en hij overleefde de transplantatie dan ook niet. De incrusterende vorm daarentegen, kwam onder gunstiger omstandigheden te verkeren, bleef in leven en nam zelfs ge-

leidelijk een meer plaatachtige groeiwijze aan in zijn jongere delen.

Invloed van het substratum: Wanneer, zoals boven aangegeven, Millepora platyphylla een incrusterende groeiwijze aanneemt, kan de massa, die als substratum dient, grote invloed uitoefenen op de uiteindelijke vorm van de kolonie. Boschma (1948, p.76 - 77) behandelt een voorbeeld, waarin een vertakte kolonie van Pocillopora als substratum had gediend. Daar, waar slechts een dun laagje van Millepora rond de dunne takjes van Pocillopora ontwikkeld is, heeft het geheel nog de vorm van een vertakt koraal, hoewel de takjes dik en stomp worden. Bij een sterkere overgroeiing ontstaat een sterk knoestig knobbelig geheel zonder veel specifieke vorm.

Invloed van parasieten: Vreemde voorwerpen, die zich aan een Millepora kolonie vasthechten, kunnen een aanzienlijke verandering in de groeivorm veroorzaken. Het algemeenste van deze is de boormossel Pyrgoma milleporae Darwin, welke onveranderlijk samen met Millepora schijnt op te treden. In het algemeen schijnt hij de kolonie geen kwaad te doen. Komt hij in een klein aantal voor, dan geven de mossels aanleiding tot wratachtige uitwassen op de oppervlakte van de Millepora kolonie. Is het aantal parasieten groot, dan kunnen zij een geheel afwijkende kolonievorm ten gevolge hebben. Speciaal de oudere mossels steken dan op duidelijke lange uitwassen boven de kolonie uit; naarmate de parasiet korter vastgehecht zit zijn de steeltjes korter.

Andere vreemde voorwerpen, die zich op een Millepora kolonie vastzetten, kunnen tot soortgelijke vervormingen aanleiding geven. Dit geldt ook voor de alg Laurencia. Als regel worden deze algen weer snel door het koraal overgroeid, wat tot verdikkingen leidt.

Invloed van de wateroppervlakte: Evenals bij verschillende Madreporaria kan ook bij Millepora zeer ondiep water tot een gedrongen groeivorm aanleiding geven, namelijk wanneer bij een verdere groei naar boven de kolonie bij laag water aan de lucht zou worden blootgesteld. De ruimte tussen de basis van de kolonie en de laagwaterlijn wordt dan ingenomen door een wirwar van talloze kleine vertakkingen.

Boschma maakt verder melding van een exemplaar van Millepora platyphylla met een wratachtige verschijningsvorm. Opmerkelijk is daarbij vooral, dat de wratten in een aantal horizontale rijen gerangschikt zijn, alsof zij groeilijnen vertegenwoordigen op de oppervlakte van het koraal. De betrekkelijk regelmatige rangschikking van de wratten maakt het zeer onwaarschijnlijk, dat zij door parasieten zijn veroorzaakt. Bovendien werd geen enkel exemplaar van Pyrgoma op de kolonie gevonden.

RECENTE RIFVORMENDE ANTHOZOA.

Inzake de tegenwoordig levende Anthozoa beschikken wij over een groot aantal waarnemingen, waarvan slechts de belangrijkste hier genoemd kunnen worden; belangrijk, hetzij in verband met de interpretatie van fossiele koraalalfauna's, hetzij met betrekking tot meningsverschillen, die er tussen de verschillende onderzoekers gerezen zijn over de oorzaken, die aan de verschillende groeivormen ten grondslag liggen. Hierbij komen eerst de vertakte, daarna de meer massieve kolonievormende Anthozoa aan de orde.

Wanneer een planula van een Acropora Madrepora zich heeft vastgezet, begint hij naar boven toe te groeien. Aan de zijkan ten vormen zich secundaire polypen, die door knopvorming uit de wand

van de hoofdpolyp ontstaan. In tegenstelling tot het eindstandige (+ apicale) individu is de meerderheid van deze zijdelings, of laterale individuen duidelijk asymmetrisch. Ze steken maar weinig boven de oppervlakte van de kolonie als geheel uit. Zo hier en daar bevindt zich tussen deze laterale individuen echter één, die wel symmetrisch is. Evenals het eindstandige individu bezitten deze een grote groeikracht en zij leiden tot de vorming van de zijtakken, waarvan zij de eindpolyp vormen.

Het aantal van deze symmetrische laterale individuen, dat wordt afgegeven, is sterk wisselend. Soms zijn er maar weinig en heeft de kolonie de vorm van een lange rechte stam met een gering aantal zijtakken, in andere gevallen is hun aantal zeer groot. Ook pseudo-plaatachtige kolonies zijn algemeen, ontstaan door anastomose van talrijke takken in één vlak.

Bij Montipora heeft de groei op soortgelijke wijze plaats. Hier echter wordt veelal een hele serie eindstandige individuen gevormd, die symmetrisch zijn en ieder een stam kunnen vormen, aan de basis met elkaar verbonden en nieuwe zijtakken afgevend.

Het is duidelijk, dat dergelijke vertakte kolonies bij voorkeur niet zullen groeien in die delen van een rif, welke aan sterke golfslag zijn blootgesteld. Toch vond Jones bij zijn onderzoeken op de Cocos Atol hier en daar Montipora kolonies in ruw water, maar vrijwel steeds als een ietwat knolvormige, onregelmatige massa, met zeer veel korte, stompe zijtakken. Ook kunnen ze in ruw water een kruipende groeiwijze gaan vertonen. Hun voorkeur gaat echter zeer sterk uit naar beschutte plaatsen, zoals de lagune van een atol, waar ze prachtige kolonies vormen, met lange stammen en takken. In het door golfslag bewogen water van de lagune-ingang treft men daarnaast weer een eindeloze serie modificaties aan, gaande van vertakte kolonies tot amorfe massa's en incrusterende lagen.

De ruw-water-vormen van Acropora zijn eveneens zeer kenmerkend. In plaats van een groeivorm met een paar symmetrische individuen, aan het eind van lange zijtakken, vinden we een ronde massa, gevormd door kleine groepen symmetrische individuen, omgeven door anderen, die asymmetrisch zijn; ieder van deze kleine groepen vertegenwoordigt een tak in sterk verkorte vorm.

Uitgaande van deze extreme ronde klompen, met takken, die niet meer zijn dan knobbels op de oppervlakte van de massa, kan iedere tussenvorm aangetroffen worden, tot aan de hoog ontwikkelde lagune-typen. Deze zijn tere bouwsels, in tegenstelling tot de ruw-water vormen, uiterst licht verkalkt; de takken zijn lang, slank en kwetsbaar, met een structuur, die verhoudingsgewijze sterk poreus is. Deze zijtakken worden, naarmate het water dieper is, afgegeven met grotere tussenruimten en verschillende kolonies van Montipora en Acropora, die Jones op diepten van 14 - 20 meter in de lagune aantrof, bestonden slechts uit cilindrische stammen van grote lengte, met zo goed als geen zijtakken.

De waarnemingen door Prof. Stephenson en Dr Fraser op het Great Barrier Rif gedaan inzake de verspreiding van de verschillende groeivormen bij Acropora aldaar (Stephenson, 1933), getuigen van een minder grote regelmaat dan die van Jones. Op de buitenste rand van het rif en in het nabij de zeezijde gelegen deel van stroomgeulen door het rif vonden zij inderdaad grote aantallen Acropora kolonies met korte, stompe takken, terwijl ook exemplaren met korte, zeer stevig gebouwde kegelvormige takken algemeen zijn. Daarnaast treden hier echter ook wel vertakte vormen op met teerder gebouwde takken, hoewel de onderste delen hiervan dan meestal veel steviger zijn dan de uiteinden en sterk anastomoserend. In spleten in de rifrand troffen ze zelfs kolonies aan van een van de breekbaarste Acropora soorten, A. delicatula. Geveelvormig vertakte kolonies werden op de rifrand en in de buiten-

zijde van de stroomgeulen niet gevonden, met uitzondering van een zwaar gebouwde soort met kruipende takken, *A. decipiens*.

Op de "reef crest" komen iets andere vormen voor, wat ten dele mogelijk samenhangt met het feit, dat verschillende daar groeiende kolonies gedurende laag water aan de lucht worden blootgesteld. Algemeen zijn hier lage, struikachtige kolonies, met een vooral laterale expansie, van *Acropora gemmifera* (met korte, stevige takken) en *A. squamosa*; ook enkele breekbare, gewevormige kolonies van *A. hebes* en *A. pulchra* worden hier gevonden. Op sommige plaatsen op de rifkam vindt men verscheidene levende kolonies, andere delen zijn geheel van levende koraalkolonies verstoken.

In de "anchorage coral zone" is een grote hoeveelheid vertakte vormen aanwezig. Hier bevindt men zich duidelijk aan de lijzijde van het rif. Toch zijn, volgens Stephenson, bovenop grote massieve kolonies groeiende kolonies van *Acropora gemmifera* met korte, stevige, kegelvormige takken ook hier niet zeldzaam, ook al ligt de zone met sterke golfslag $3/4$ km daar vandaan.

Stephenson komt dan ook tot de conclusie, dat de verschillen in groeivorm der kolonies tussen de verschillende milieu's, zoals die door Jones zijn beschreven, ook bij de *Acropora*-soorten op het Great Barrier Rif worden gevonden, maar op een minder absolute wijze. In ruw water domineren stevige, gedrongen vormen, maar breekbaarder en slanker vormen komen daar ook wel voor. In rustig water zijn inderdaad tere kolonies verre in de meerderheid, maar men vindt er ook krachtig gebouwde exemplaren. Ditzelfde geldt ook voor variaties binnen één soort: Van *Acropora gemmifera* bijvoorbeeld, onderscheidt hij drie groeitypen: 1) kolonies, waarbij de takken sterk gereduceerd zijn tot korte, stevige kegels, groeiend vooral op de rifrand, maar ook wel op de genoemde "coral heads" aan de luwtezijde; 2) tussenvormen; 3) kolonies met slanke takken van verschillende centimeters lengte, levend in beschutte plaatsen, maar ook tesamen met kolonies van het eerste type voorkomend op eenzelfde "coral head". Ook beeldt hij twee kolonies af van *Acropora Hyacinthus*, de een van een zeer beschutte plaats in Low Isles, de ander van de buitenrand van Yonge Reef; er is duidelijk verschil tussen deze twee - een verdikking van het exemplaar uit de brandingszone - maar dit is niet zo sterk als Jones dat aangeeft voor de door hem bestudeerde *Montipora* en *Acropora*'s.

De waarnemingen van Stephenson zijn bevestigd door de studies van Crossland aan de riffen van Tahiti. Twee *Acropora* soorten zijn daar algemeen, te weten *A. hyacinthus* en *A. pectinata*. Hier van komt de eerstgenoemde vooral voor in parasolvormige kolonies met tere vertakkingen. Hij is algemeen op beschutte delen van de rifvlakte, maar ook op de rifranden trof deze auteur enkele exemplaren aan. *A. pectinata* vormt kleinere kolonies, tot ongeveer een halve meter in doorsnede, die sterker gebouwd zijn en bijgevolg ook meer in bewogen water voorkomen. Crossland wijst er echter tevens op, met hoeveel nauwkeurigheid de waarnemingen gedaan dienen te worden. Hij beeldt een kolonie van *Acropora pectinata* af, die groeide op de buitenrand van het rif, waar hij blootgesteld was aan sterke golfslag. Bij eerste indruk lijkt het een normale vertakte kolonie en hij zou als een goed voorbeeld kunnen gelden, dat normaal vertakte vormen ook in sterk bewogen water voorkomen. Toen hij de kolonie doormidden spleet, bleek echter, dat het geheel een zeer soliede massa vormde, door een bijzonder sterke samengroeiing der vertakkingen. Dit soliede gedeelte is 10 - 12 cm hoog, de daarboven staande vrije takken, die dicht opeen staan, zijn maar één tot enkele centimeters lang.

Bij een kolonie van dezelfde koraalsoort, die groeide in een beschutte omgeving, waren de takken onderin niet tot een dergelij-

ke massieve schijf samengegroeid. De vrije takken bereikten bij deze kolonie lengten tot meer dan tien centimeter.

Bovenop de rifrand werd nog een derde groeivorm van Acropora pectinata gevonden. Deze was meer aan een heen en weer bewegende waterstroming onderworpen, dan aan de golfslag. Hier was niet een steel of schijf ontwikkeld, waarop vrije takken staan, maar had de kolonie als geheel de vorm van een platte of meer ronde, vrij massieve massa, met slechts enkele korte takken, waaraan de soort kon worden herkend. Het is duidelijk, dat de vorm van dergelijke kolonies niet alleen wordt bepaald door de kracht, maar ook door de constante richting van de waterbeweging, waaraan zij zijn blootgesteld.

Bij Echinopora in de Rode Zee vond Crossland (1935) in woelig water dominerend kruipende vormen met stevige bladvormige vertakkingen of stevige takken, in rustiger water dunnere takken of bladen, die ook wel van de bodem oprijzen.

Stylophora pistillata is een zeer algemene soort in de Rode Zee. Hij vormt soms incrusteringen, maar gewoonlijk teer gebouwde, vertakte kolonies, die een grote weerstand tegen modder en temperatuurswisselingen bezitten en zelfs daar groeien, waar maar weinig andere soorten het kunnen uithouden, zoals op de modderige kusten van de Baai van Suez. Op de riffen aan de buitenzijde wordt hij vervangen door Stylophora mordax, maar of dit werkelijk een aparte soort is, dan wel een sterker gebouwde variëteit, om aan de golfwerking weerstand te kunnen bieden, of een weelderiger groeivorm tengevolge van gunstiger levensomstandigheden, dient nog nader te worden onderzocht (Crossland, 1935, p. 503).

Ook Pocillopora vertoont zekere milieu-variëaties. In Tahiti komen op beschutte plaatsen grote aantallen fijn-vertakte vormen voor, terwijl op "exposed reefs" de grote Pocillopora eydouxi vaak zo talrijk is, dat de gebroken, dikke vertakkingen ervan de belangrijkste, vaak de enige, component vormen van de kustafzetting van het eiland (Crossland, 1935, p. 500).

Jones (1907, p. 536) vermeldt het voorbeeld van een boomstam, die was binnengespoeld in de lagune van het Cocos-Keeling Atol, daar met een ander werd vastgelegd en twee jaar bleef liggen. Toen hij werd verwijderd hadden verscheidene kolonies van Pocillopora zich op verschillende plaatsen van de omtrek vastgezet. Hierbij traden markante verschillen aan de dag. De kolonies, die zich bovenop de stam hadden gevestigd, vormden slechts platte knobbels; die op de hellende zijkanen toonden een sterkere neiging tot vertakkingen, en die, welke groeiden beneden de bolle kant, vormden terre, vertakte vormen. Deze verschillen werden duidelijk door het milieu bepaald en waren zeer constant. Voortdurend braken golven op de bovenkant van de stam, de zijkanen verkeerden in matig bewegende ongebroken water, de onderkant tenslotte in relatief kalm water.

Op grond van het hiervoor besprokene, kan worden gezegd, dat er bij verschillende geslachten van koralen duidelijke variëaties in de groeivorm bestaan, die schijnen samen te hangen met de beweeglijkheid van het water. Enerzijds vinden we in sterk bewegende water overwegend vrij massief gebouwde kolonies met slechts korte, veelal stompe en stevige takken, anderzijds domineren in rustig water teer gebouwde kolonies met lange, slanke vertakkingen.

Experimenten, uitgevoerd door Jones, hebben aangetoond, dat deze verschillen in groeivorm bij geslachten als Montipora en Acropora voor een groot deel verklaard kunnen worden uit het regeneratievermogen van de kolonies. Wanneer één of meer laterale individuen van een kolonie werden afgebroken, herstelde de kolonie dit door de vorming van nieuwe, soortgelijke individuen op die plaats, behalve wanneer, bij beschadiging van een grote oppervlakte, dit

deel in korte tijd door algen werd overwoekerd. Werd echter het eindstandige individu afgebroken, dan ontstond geen nieuwe apicale poliep, maar trad een sterke ontwikkeling op van de laterale individuen in de directe omgeving, die ieder een nieuwe, met polypen bedekte oppervlakte gaan vormen. Al deze laterale ontwikkelingen, in een klein gebied bijeen, geven een effect vergelijkbaar met de "heksenbezems" in sommige bomen. Men kan zich gemakkelijk voorstellen hoe kolonies, die in ruw water groeien, waarin de apicale individuen van hoofd en zijtakken aan sterke destructieve krachten blootgesteld zijn, in korte tijd de vaak waargenomen knollige vorm zullen gaan vertonen.

Prof. Stephenson (1933, p. 204) stemt niet in met deze verklaring van Jones inzake de gedrongen groeivormen van koraalkolonies in sterk bewogen water. Weliswaar geeft hij toe, dat beschadigingen aan de eind-polypen van hoofd- en zijtakken kunnen leiden tot kolonies, waarvan de meeste takken kort en stomp zijn in plaats van goed ontwikkeld, maar de overeenkomst van deze exemplaren met kolonies, die van nature stomp en gedrongen zijn acht hij slechts secundair en toevallig. Naar zijn oordeel zijn de gewone gedrongen, maar vaak mooi symmetrisch ontwikkelde ruwwater vormen het resultaat van de samenwerking van twee invloeden: 1) een inherente tendentie tot een zekere gedrongen groeivorm en 2) de geleidelijke en normale groei van de kolonie onder de invloed van sterke golfslag. "This latter factor appears constantly to inhibit and hold in check the growth of the coral, with the result that the growth is restrained instead of exuberant, and results in compact instead of straggling forms of growth".

In één opzicht ben ik bereid de opvatting van Stephenson te volgen, namelijk wanneer hij zegt, dat het niet altijd beschadigingen zijn, die de gedrongen vorm van de kolonie bepalen. De kolonies van Acropora gemmifera met de dikke, kegelvormige "takken" vertonen geen invloed van beschadigingen, die voor de kegelvormen verantwoordelijk zijn geweest. Voor de rest geloof ik echter dat het milieu de beslissende factor is voor het bepalen van de groeivorm. Om te verklaren, dat de meeste gedrongen kolonies van Acropora voorkomen juist in woelig water kan men moeilijk aannemen, dat de meeste planula's met zulk een tendentie tot een gedrongen vorm toevallig zich ook in een ruwwater omgeving vestigen. Er schijnt hier geen enkel levensbelang voor het koraal mee te spreken, ja, zelfs tonen de meeste vertakte soorten een duidelijke voorkeur voor rustig water. Neemt men daarentegen aan, dat planula's met en zonder deze inherente tendentie zich evenredig in beide omgevingen vestigen, dan geeft men direct al toe, dat het milieu, de doorslaggevende factor is, want de meeste gedrongen kolonies komen juist in de delen met een sterke golfslag voor. Nog duidelijker liggen de zaken in het voorbeeld van de boomstam met Pocillopora's. Zouden werkelijk alle planula's met deze tendentie zich boven op de stam, alle planula's zonder deze aanleg zich onder op de stam gevestigd hebben?

Men dient verder te bedenken, dat de omstandigheden in een bepaald gedeelte van een rif niet het gehele jaar door absoluut dezelfde zijn. Ook deze factor dient te worden verwerkt bij de bestudering van de verspreiding der ruw water indicerende groeivormen.

Stephenson nam ook proeven met gehalveerde koraalkolonies, teneinde zo eventuele verschillen in aanleg uit te schakelen en ten volle de invloed van het milieu te kunnen vaststellen. Geen van de gebruikte kolonies scheen daarbij enige hinder van betekenis van de halvering te ondervinden. Pocillopora bulbosa is een soort, die normaal vooral leeft in stroomgeulen in de rifop-

pervlakte, dus in bewogen water. Van twee kolonies, die gehalveerd werden, werd de ene helft in de stroomgeul achtergelaten, de andere overgebracht naar rustiger water. De invloed van de omgeving bleek vrij gering; alle helften groeiden uitstekend en werden tot normale kolonies.

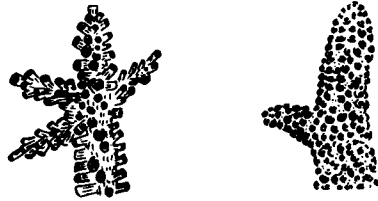
Bij Acropora zijn er zowel soorten, die kenmerkend zijn voor rustig water (bijv. A. squamosa), als soorten, die onder normale omstandigheden vooral leven in stroomgeulen. Halveren en transplanteren leidde tot de volgende resultaten: 1) De soorten, die normaal in stroomgeulen leven, gedijen zowel daar als in rustiger water goed; 2) De soorten, die bij voorkeur in kalm water leven, komen in bewogen water niet tot volle ontwikkeling, ze gaan er óf dood óf ze bereiken niet de normale lengte van de vertakkingen en de gewone omvang van de kolonie. Met andere woorden: overplaatsing van een soort, die gewoon is onder minder gunstige omstandigheden te leven, naar een over het algemeen voor koralen gunstiger omgeving, brengt weinig verschil in de groeivorm teweeg; overbrenging van een voor een bepaalde soort gunstige, naar een minder gunstige omgeving, daarentegen, veroorzaakt kleinere kolonies met kortere takken.

Samenvattend: het verschil in de groeivormen van vertakte koraalkolonies in bewogen en in rustig water berust 1) op het feit, dat verscheidene soorten in bewogen water minder goed gedijen en daardoor een gedrongener vorm ontwikkelen, 2) op de afbrekende werking van de golfslag, die op alle vertakte kolonies in bewogen water zijn invloed doet gelden, en 3) op het regeneratievermogen, dat bij verschillende soorten bij vernieling van de apicale poliep een soort "heksenbezems" doet ontstaan in plaats van nieuwe, lange takken. Het bestaan van inherente tendenties tot een gedrongen groeivorm, binnen de grenzen van de soort, is onzeker en in ieder geval van geringe invloed.

Merkwaardig zijn ook de groeivormen, die kunnen ontstaan onder invloed van sedimentatie. Jones geeft daarvan een duidelijke illustratie aan de hand van twee detailfoto's (Jones, 1907, plaat XXVIII, fig. 1 en 2), genomen van een platte stam van Montipora, met zijn grootste breedte ongeveer loodrecht op de richting van de (zwakke) waterstroom. Alleen de bovenzijde (de voorkant) was daarbij blootgesteld aan sedimentatie. Hier waren de mondvelden van de individuen klein en staken de theca tot boven de oppervlakte van de kolonie uit. Het coenenchym er tussen was gesculpteerd en onregelmatig. Aan de achterzijde waren de individuen groter, staken deze niet boven de omgeving uit en was het tussenliggende coenenchym vlak en regelmatig.

Soortgelijke waarnemingen zijn gedaan aan Acropora. Exemplaren van verschillende groeiplaatsen kunnen een zeer grote variatie vertonen in de grootte der individuen en de hoogte van de theca boven de oppervlakte der kolonie (fig. 6).

Zoals boven al werd aangegeven, zijn de fysische omstandigheden, waaronder een bepaald koraal groeit, niet absoluut constant. Wanneer een planula zich vastzet op een bepaalde basis en zich tot een kolonie begint te ontwikkelen, zal de groeivorm zich in bepaalde dingen aanpassen aan de op dat ogenblik daar heersende omstandigheden. Gaan er in deze omstandigheden daarna veranderingen optreden, dan blijft de eenmaal aangenomen vorm, bijvoorbeeld stompe kegelvormige uitsteeksels in plaats van gewone vertakkingen, gehandhaafd. Is de milieuverandering snel, dan heeft de kolonie maar een beperkt weerstandsvermogen en veroorzaakt deze verandering vaak de dood, zoals o.a. ook reeds bleek bij Millepora platyphylla. Het is een merkwaardig zoologisch verschijnsel, dat een groeivorm, die eenmaal door een bepaalde kolonie aangenomen is, moeilijk meer wordt gewijzigd, ook al is hij onder de nieuwe omstandigheden minder gunstig of zelfs ongunstig geworden. Zo zul-



Millepora dichotoma Forskäl, Rode Zee, omtrek van een deel van een plaatvormige kolonie, bovenin reticulaat van bouw, onderin massiever; groeivorm in sterk bewogen water

Acropora (madrepora) pulchra links een kolonie uit een omgeving met duidelijke sedimentatie, rechts een kolonie uit water vrij van sediment

len bij een Acropora kolonie, die zich in helder water heeft ontwikkeld, maar waar later sedimentatie begint op te treden, de theca niet meer boven de oppervlakte uitgroeien. Wel echter treden veranderingen in de groeivorm op, wanneer door een ernstige beschadiging de continuïteit verbroken wordt en ergens een nieuw begin moet worden gemaakt. De individuen, die dan worden afgesplitst, kunnen de stereotype groeiwijze vaarwel zeggen en zich richten naar de milieu eisen van dat ogenblik. In een geval als bovengenoemd, kunnen dan inderdaad aan een in zijn basis gladdere kolonie individuen worden gevormd met uitstekende theca.

Richten we vervolgens onze aandacht op de massieve koraalkolonies, bekende vertegenwoordigers van deze groep zijn Siderastrea en Porites. De eerste is vooral bestudeerd door Yonge (1935).

Ten oosten van Loggerhead Key (Benedenwindse eilanden) komt Siderastrea radians zeer algemeen voor als incrusterende kolonies, ovaal of rond in omtrek, met een gemiddelde middellijn van ongeveer $17\frac{1}{2}$ cm, maar met een maximale dikte van slechts $1\frac{1}{2}$ cm. Zij bieden op deze wijze de minste weerstand tegen het water, dat er voortdurend over heen en weer spoelt. De koralen zetten zich ook vaak vast op losse, dode koraalfragmenten, die zij eerst overtrekken, om daarna uit te groeien tot ongeveer bolvormige kolonies, die op de oppervlakte van het rif heen en weer worden gerold.

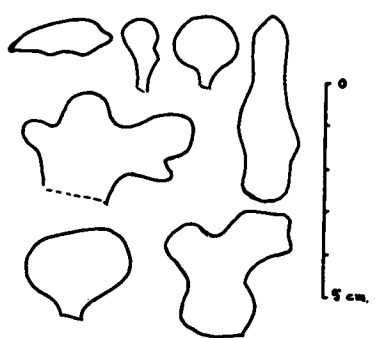
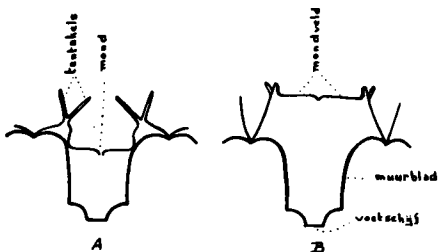
Aan de westzijde van Loggerhead Key - waar S. siderea zulke grote kolonies vormt - komen ook incrusterende kolonies van S. radians voor, die zich hebben vastgezet op het vlakke gesteente van de bodem. Ze schijnen het daar echter niet zo goed te doen als in het ondiepere water aan de oostzijde, waar de beweeglijkheid van het water ook groter is, mogelijk omdat zij in sterke mate op de waterbeweging zijn aangewezen voor hun reiniging.

De kolonies van S. radians, die groeien in de stroomgeul bij Fort Jefferson (Tortuga), kunnen in twee groepen worden verdeeld, al naar gelang ze op de binnenste of op de buitenste wand van de stroomgeul groeien. De binnenste wand, die niet geheel verticaal is, maar zwak helt, is vanaf het laag water-niveau naar beneden toe in sterke mate door kolonies van S. radians bedekt. De grootste kolonies, die gewoonlijk ovaal van vorm zijn, hebben

een maximum lengte van ongeveer 30 cm. De kelken van deze kolonies verschillen niet veel van die op de stranden van Loggerhead Key of op de oppervlakte van het Bird Key Rif, maar het skelet is veel massiever en de polypen zijn vaak iets groter. De buitenste wand is verticaal, maar op ongeveer 60 cm van de bodem bevindt zich een ca. 30 cm brede richel, die bij laag water juist droog komt te liggen. Deze is sterk door algen begroeid, maar er bevinden zich daar ook verscheidene kolonies van S. radians. Deze kolonies verschillen vrij sterk van die in de andere localiteiten. Gewoonlijk zijn ze bolvormig en hebben ze grote polypen, tot 4 mm in doorsnede. In tegenstelling tot de kolonies uit sterker bewogen water zijn de kelken nooit vervormd, maar zeer regelmatig en rond van bouw.

Twee factoren kunnen voor deze verschillen in vorm verantwoordelijk zijn, te weten: de beweeglijkheid van het water en sedimentatie, welke beide mogelijk nauw met elkaar verband houden. In de geul is de beweeglijkheid van het water geringer en de sedimentatie veel sterker dan daarbuiten. De aanwezigheid van kolonies van S. radians, zowel op de binnenste wand van de geul als op de richel van de buitenste wand, maakt het mogelijk de uitwerking van deze twee factoren te scheiden. De kolonies op de eerstgenoemde plaats zijn niet aan een sterke waterbeweging blootgesteld, zoals die op het strand of op de rifoppervlakte; doordat ze op een vrijwel verticale ondergrond groeien, zullen ze bovendien niet zo veel van bezinkend sediment te lijden hebben, daar de zwaartekracht in belangrijke mate helpt bij de verwijdering daarvan. Het is daarom niet verwonderlijk, dat deze kolonies vooral verschillen van die op het strand, door hun minder gladde vorm. Er is goede grond voor het vermoeden, dat de gladde vorm van de laatstgenoemde kolonies vooral het gevolg is van het voortdurend heen en weer bewegen van het water, waarin zij leven. Tevens speelt hier mogelijk een rol het feit, dat in dit bewogen water gewoonlijk geen of zo goed als geen sediment wordt afgezet.

De kolonies op de richel zijn daarentegen aan een voortdurende regen van sidementdeeltjes blootgesteld. Het is zeer wel mogelijk, dat de ronde vorm van de kolonies daarmee verband houdt. Verontreinigingen, die op de kolonie gevallen zijn, worden vooral des nachts verwijderd, en wel door het omhoog brengen van het mondveld, tot ongeveer 1 à 2 mm boven de oppervlakte van de kolonie. Dit omhoog gebrachte sediment zal gemakkelijker van een ronde, dan van een platte oppervlakte verder verwijderd kunnen worden waar bij de cilia en ook de bewegingen van de polypen een rol spelen.



Maeandra arcoata. A. Houding tijdens het vangen van voedsel; B. Uitzetting - door opzwellen van de weefsels met water - tijdens de reiniging; doordat deze soort in zand leeft, is het omhoog komen van het mondveld hier extreem sterk (ca. 5 mm), bij de meeste soorten komt het mondveld gelijk met of ca. 1 à 2 mm boven de bovenrand van de theca.

De omtrekken van enkele kolonies van *Actinacis haueri*.

Teneinde deze veronderstelling nader uit te werken, bracht Yonge (1935, p. 206) ronde kolonies uit de geul en platte kolonies van het strand in bakken, die ieder $2\frac{1}{2}$ liter zeewater bevatten. Hierin werd van te voren 2 gram gedroogde modder gebracht verzameld van de bodem van de geul en fijn verdeeld door het door een zeef te wrijven met mazen van ca. 0,3 mm. Dit sediment bezonk maar heel langzaam en gedurende de eerste 18 uur was het niet mogelijk de kolonies waar te nemen. Aan het eind van deze periode lag er op de oppervlakte van de platte kolonies een flinke hoeveelheid Silt gemengd met slijm, en de polyphen hadden duidelijk grote moeite bij het verwijderen daarvan. De ronde exemplaren, daarentegen waren slechts zeer ten dele met sediment bedekt. Na 24 uur hadden de platte kolonies nog steeds flink wat sediment op hun oppervlakte, terwijl de ronde vormen zo goed als schoon waren. Dezelfde resultaten werden verkregen bij proeven met fijn zand.

Tenslotte plaatste Yonge vier kolonies van het strand over naar de richel in de geul. Na twaalf dagen waren deze vrij sterk met fijn modderig sediment bedekt, terwijl de bolle kolonies, die normaal op deze richel groeien, zelden een spoor van sediment op hun oppervlakte vertoonden. Er kan dus geen twijfel over bestaan, dat ronde kolonies veel sterker aan een verontreinigd milieu zijn aangepast dan platte.

Komen we thans nog wat nader terug op de factoren die verantwoordelijk zijn voor het ontstaan van platte kolonies. Het is gemakkelijk in te zien, dat, wanneer een planula van Porites of een vergelijkbaar geslacht, zich vastzet en zich begint te delen tot twee individuen, deze weer tot vier, enz. de theoretische vorm van de koraalkolonie een bol. Door de voortgaande groei van de kolonie zullen de individuen aan de onderzijde van de kern meer en meer in de verdrukking komen en sterven en uiteindelijk kan men een half-bolvormig geheel verwachten. Er werd reeds op gewezen, dat heen en weer bewegend water er de oorzaak van kan zijn, dat deze vorm echter toch niet verwezenlijkt wordt. Vooral zal dit het geval zijn, wanneer in ondiep water zand en steentjes door de golven over de oppervlakken der kolonies worden gespeld en de dood van de daar groeiende polyphen veroorzaken. In mindere mate geldt dit ook voor de naar de stroomrichting toe gekeerde kant; aan de andere zijanten zet de groei zich echter onverminderd voort.

Stephenson (1933, O. 205) heeft er op gewezen, dat platte kolonies ook op rifoppervlakken zeer algemeen zijn en dat hun bovenzijden zeer duidelijk ongeveer overeenkomen met het laagwater niveau. Over het algemeen hebben de polyphen er weinig van te lijden, wanneer zij gedurende korte tijd aan de lucht worden blootgesteld. Na enkele dagen van laag water namen de Stephensons echter duidelijke sterfteverschijnselen waar, door het wit worden van dood gegane koraalgedeelten. De tijd, gedurende welke de polyphen blootstelling aan lucht en zon kunnen verduren, wisselt van soort tot soort, maar op den duur zullen toch verreweg de meeste kolonies in zeer ondiep water een platte vorm gaan krijgen. Deze invloed van de ondiepte van het water is waarschijnlijk groter dan die van door het water voortbewogen sedimentdeeltjes.

In Tahiti nam Crossland (1928, p. 724) waar hoe vertakte kolonies van Acropora pectinata op hellingen, waarlangs zich regelmatig schurende zandstromen bewogen, tot op een diepte van 10 - 12 vadem toe, een sterke tendentie vertonen de hele kolonie, door een steel van de bodem te verheffen. Beneden deze diepte kwam geen koraalgroei voor. In de Marquesas eilanden, in het oosten van Polynesië, nam dezelfde auteur zelfs massieve kolonies van Porites waar, die eveneens een steel hadden gevormd. Hoe groot de vernielende werking van zandstromingen is, blijkt uit proeven

die door Crossland met pareloesters werden genomen in de Rode Zee. Hiervan werden zowel exemplaren uitgezet op de steenbodem, waar alleen het ontbreken van koralen wees op het optreden van de schurende werking van met sediment geladen water, als op hoogten van 15 - 13 cm boven deze bodem. De groei van de laatstgenoemde exemplaren bleek 50 % sneller te zijn, dan die van de oesters op de bodem daarnaast.

WAARNEMINGEN AAN FOSSIELE ANTHOZOA.

In de Gosau formatie (Boven Krijt) van Oostenrijk zijn koralen uit het geslacht *Actinacis* algemeen (fig. 8). Door oudere auteurs werden hiervan drie soorten beschreven: *A. haueri*, *A. cymatoclysta* en *A. remesi*. Op grond van een grote hoeveelheid nieuw materiaal toonde Kühn (1925) echter aan, dat de in ideale vorm goed te onderscheiden "soorten" in werkelijkheid door een volledige serie van tussenvormen verbonden zijn. Hij rekent daarom alle materiaal tot één soort, *A. haueri*, waarvan hij drie faciesvormen onderscheidt:

Rustig water: dunne plaatachtige kolonies, coenenchym en septa fijn van bouw, pseudotheca zeer gebrekkig ontwikkeld.

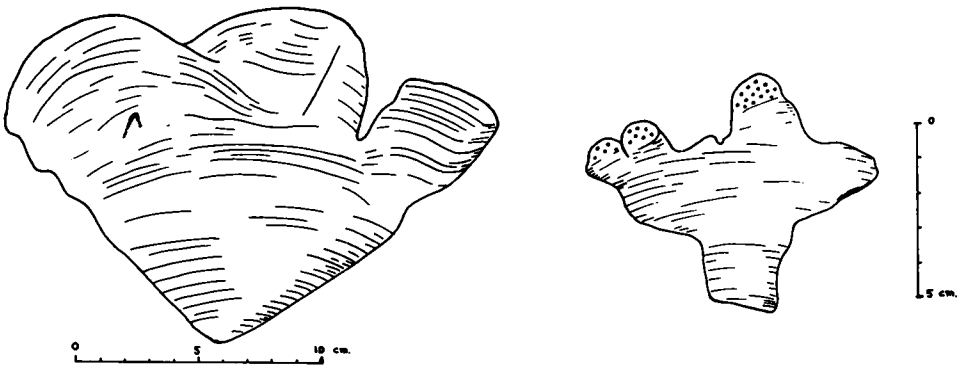
Water met sterke sedimentatie: kolonies met knobbelige uitwassen, kleine, boven de oppervlakte van de kolonie uitgroeiende kelken, grover, onregelmatige bouw van het coenenchym aan de oppervlakte.

Branding: twee typen, die tot verschillende strandfacies moeten worden gerekend: a) meer kogelvormige en steeds ook kleinere kolonies; b) grotere, plattere kolonies of soms incrusterende massa's.

De onderscheiden faciesvormen vertonen binnen de Gosau afzetting ook een verschillende geografische verspreiding. Zo bevat bijv. de fossiele strandafzetting bij Klogsdorf bijna uitsluitend kolonies van knollig-plaatvormige bouw of incrusterende vormen.

Verschillende eigen waarnemingen uit het aan riffen zo rijke Siluur van Gotland dienen hier te worden vermeld.

Een duidelijke invloed van toenemende sedimentatie vertoonde een kolonie van *Alveolites foughti* uit de Slite serie van de heuvel Kvarnbacken bij Slite. (fig. 9). Het koraal groeide op de zeebodem, een tiental meters ten N.W. van een rif (luwtezijde).



Alveolites foughti Edw. et Haime
Kvarnbacken, Slite Gotland

Heliolites interstinctus, groeiend in
rifdetritus, Svarthällar, Stora Karlsö,
bij Gotland.

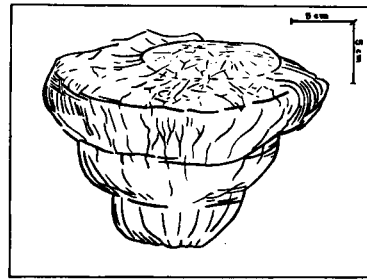
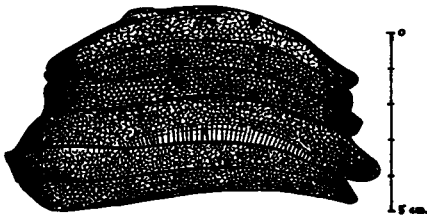
Tijdens het begin van het leven van de kolonie was het water waarschijnlijk vrij helder, getuige het feit dat de basis van de kolonie lag in een kalkbank. Geleidelijk nam echter de sedimentatie van continentaal materiaal toe, mogelijk onder invloed van het groter wordende rif en het grootste deel van de stomp kegelvormige kolonie lag ingebed in meer mergelige kalk. De invloed van de toenemende sedimentatie blijkt ook uit de vorm van de kolonie. De bovenoppervlakte splitste zich op in drie verschillende groeipunten, die elk ongeveer een halve bolvorm trachtten te bereiken. Zowel van Favia fragum en Meandra areolata bij Florida en Bahama, (Vaughan, 1915), als van Porites clavaria bij Samoa (Mayor, 1924) en Goniastrea aspera bij de Palao eilanden (Motoda, 1940, 1940a) zijn er aanwijzingen, dat de vermenigvuldiging van de polypen in het begin erg snel verloopt, maar daarna een duidelijke afname gaat vertonen. Dit, gecombineerd met het feit dat een bolvorm van de kolonie de beste weerstand is tegen sterkere sedimentatie, geeft een verklaring voor de waargenomen opsplitsing in drie afzonderlijk verder groeiende koraalknobbels: de groei van de kolonie als geheel was in een zodanig stadium gekomen, dat het niet meer mogelijk was de bovenzijde van de kolonie als geheel een halve-bol-vorm te geven.

Dit ontstaan van een aantal ± wisselend van twee tot vijf of zes - half-bolvormige knobbels op de bovenoppervlakte van een koraalkolonie, is ook meerdere malen bij andere, massieve kolonies vormende soorten waargenomen (Heliolites interstinctus, H. parvistella, Favosites gothlandicus), steeds in afzettingen, die rijk zijn aan mergelige laagjes (Visby serie, Högklint serie e.d.). Ook bij kleine kolonies van Heliolites treedt dit verschijnsel wel op, doch hier is er gewoonlijk maar één duidelijke knobbel en is het ontstaan ervan op een andere, doch nauw verwante wijze, te verklaren. Motoda (1940a) nam bij jonge exemplaren van het recente rifkoraal (Goniastrea aspera) op een zandige rifvlakte in de Iwayama Baai (Palao eilanden) waar, dat een planula zich eerst ontwikkelt tot een onregelmatige platte kolonie, die de gehele oppervlakte van een stevig substratum bedekt; pas daarna begint een opwaartse groei op te treden, die doorgaat totdat uiteindelijk een massieve bolvorm bereikt is. De overeenkomst met Gotland is, dat op beide plaatsen het koraal zich ontwikkelde in een gebied waar een zekere sedimentatie optrad. Ook Heliolites vestigde zich met sterke voorkeur op een stevig substratum, zoals een oude koraalkolonie, een schelp, of iets dergelijks. Bij een substratum van geringe afmetingen groeide het koraal naar opzij ook over de randen daarvan uit. Pas daarna begon ook een groei naar boven, waarschijnlijk onder druk van de omstandigheden. Verscheidene kolonies bereikten zo inderdaad ook een bolvorm of een halve-bol-vorm, anderen echter hadden zoveel van sedimentatie te lijden, dat ze nog dood gingen vóór deze vorm was bereikt. In de meer kalkige lagen en laagjes van dezelfde series hebben de meeste kolonies van Heliolites - ook de grotere - een vrij platte vorm.

Nog een derde verschijnsel doet zich bij Heliolites voor, namelijk de vorming van paddestoelachtige kolonies, steeds in mergelige afzettingen of rifdetritale afzettingen (fig. 10). Zij vertegenwoordigen waarschijnlijk gevallen, waarbij de kolonie zich begon te ontwikkelen in een tijd van sterke sedimentatie. Alle nadruk viel dan op de verticale groei. Misschien trad ook nog wat materiaaltransport langs de bodem op. Naar boven toe wordt de kolonie breder en zo ontstaat de "hoed van de paddestoel", mogelijk in wat helderder water. Daarna kan opnieuw de groei naar boven gaan overheersen. Enkele malen nam ik kolonies waar, met op deze "hoed" weer enkele knobbels of vingervormige uitwassen. Dit wijst er op, dat ook de basale steel meer een

groeiverschijnsel dan een gevolg van afslijping door met sediment geladen water is.

De dikten van de schijven en de insnoeringen in de koraalkolonies variëren tussen 6 en 16 mm, d.w.z. ze liggen allen binnen de afmetingen waarmee een koraalkolonie per jaar in hoogte kan toenemen. Bovendien zijn meestal de dikten der schijven in één kolonie vrij constant. De laagjes van de sedimentpakketten vertegenwoordigen ieder een veel langere tijdsduur. Het komt mij daarom voor dat de koralen in hun bouw een jaarlijkse fluctuatie weerspiegelen in de aanvoer van continentaal afbraakmateriaal. Gedurende een waarschijnlijk niet al te lange tijd per jaar nam de verontreiniging van het water vermoedelijk toe en veroorzaakte de dood van verscheidene polypen. Spoedig daarna herstelde de kolonie zich weer - recente waarnemingen hebben laten zien, hoe snel regeneratie kan verlopen - en was de groei weer weelderig tot de volgende toename in de verontreiniging.



Halysites sp., Luseklint, Gotland
(tekening G.J. Boëschoten)

Favosites gothlandicus, Hemse mergel,
Petesviken, Gotland

Kolonies van koralen, vermoedelijk uit het geslacht *Syringopora*, werden verzameld in de Gannberg (Hemsiserie) en in Hoburgen (Hamra serie), op beide plaatsen in kleine, fossiele riffen. Hiervan vertoonde een kolonie, die in de Gannberg werd gevonden aan de NW. (luwte) zijde van een rif, theca die - vaak 1 - 1½ mm - boven de oppervlakte uitsteken. Een tweede exemplaar, gevonden meer midden in een rif, had slechts zwak uitstekende theca. De exemplaren uit Zuid Gotland - die tot een andere soort behoren, met dichter opeenstaande buisjes maar zeker tot hetzelfde genus - verzameld aan de ZO zijde van een rif (in de tweede heuvel van Hoburgen) en in de hogere delen van een rif in de eerste heuvel, vertonen zo goed als geen, resp. slechts zwak uitstekende theca. De kolonie uit de tweede heuvel van Hoburgen vertoonde ongeveer een halve bolvorm de andere kolonies waren iets platter, echter met sterker affiniteit tot de halve-bolvorm, dan tot de plaatvorm.

Ook een onderzoek naar de verhouding tussen de aantallen massieve koraalkolonies, die wel en die niet in groeistand worden aangetroffen, kan aanwijzingen geven inzake het milieu van afzetting. Dit bleek mij vooral voor de riffen. In de volgende tabel is een hoeveelheid van deze waarnemingen samengevat, gerangschikt los van iedere stratigrafie, maar ingedeeld in vier groepen van toenemende waterdiepte.

	Aantal kolonies in groeistand	% van het totaal	totaal aantal kolonies
Midden Högklint serie	46	46	100
Slite serie IV	55	49	112
Hemse serie (Gannberg)	21	58	36
Onderste Högklint serie	42	67	56
Slite serie III (bovenin)	17	68	25
Hemse serie (Fägelhammar)	30	81	37
Lilla Karlsö (raukar)	162	81	200
Boven Visby serie	40	80	50

Alle twijfelachtige gevallen zijn in deze tabel buiten beschouwing gelaten, alleen de massieve kolonies, waarvan met zekerheid kon worden gezegd, dat ze wel of niet in groeipositie lagen, zijn verwerkt. Het blijkt dan, dat er een vrij significant verschil bestaat tussen de kolonies, die groeiden op riffen in zeer ondiep water (ca. 5 - 10 m: gemiddeld 50 %) en die van riffen op wat groter diepten (mogelijk omstreeks 50 m: gemiddeld 81% in groeipositie). Het bleek wel, dat men zich bij een dergelijke vergelijking strikt tot de riffen zelf moet bepalen. In de gesteenten direct rond een rif bedraagt het aantal in groeistand liggende massieve koralen vaak maar $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{4}$ van dat in het rif. Ik beschik nog niet over voldoende gegevens om te kunnen zeggen of ook in deze gesteenten duidelijke verschillen in de posities der kolonies optreden tussen zeer indiep en iets dieper water. De indruk bestaat dat dit wel het geval is.

Uiteraard geeft een onderzoek naar de positie van massieve koraalkolonies alleen maar enige aanwijzingen inzake de waterdiepte bij zulke kleine riffen als die van Gotland. Bij grote riffen treden reeds binnen één rif grote verschillen aan de dag.

PERIODIEKE GROEI.

Bij verschillende koralen, fossiele zowel als recente, is het horizontale weefsel op verschillende hoogten boven de basis van een poliep verschillend in dichtheid. Zônes met kleine, dicht op een liggende holten, met verdikte banden ertussen, wisselen af met zônes met grotere, minder dicht opeen gelegen holten, door dünnere banden gescheiden. In het algemeen zijn de overgangen tussen de opeenvolgende lagen geleidelijk, een enkele maal ook vrij abrupt. Binnen een kolonie treden de verschillende lagen bij alle polypen op dezelfde hoogten en met dezelfde dikten op. Deze afwisseling is het gevolg van groeiverschillen gedurende verschillende seizoenen. Twee opeenvolgende, verschillende lagen vormen samen een jaarring. Uitvoerig is het ontstaan van dergelijke groeiringen door Ma(1934) nagegaan bij de recente soort Favia speciosa. De volgende resultaten dienen te worden vermeld:

Kolonies, verzameld nabij Hondo, het voornaamste eiland van Japan, vertoonden zeer sterk ontwikkelde groeiringen. De dikte van één jaarring, wisselde hier tussen 3,00 - 4,17 mm. De temperatuur van het zeewater schommelt hier tussen 14° C. (januari) en 27° C. (augustus).

Kolonies van Favia speciosa, die verzameld waren bij de Rieo-kioe eilandengroep vertoonden eveneens vrij duidelijk ontwikkelde jaarringen, met dikten van 4,68 - 6,00 mm. De minimum en maximum temperaturen van het zeewater bedragen hier 18° resp. 28° C.

Zeer zwak waren de jaarringen ontwikkeld in kolonies van de Mariana en Marshall eilanden (Micronesia), dikten 7,00 - 8,55 mm, watertemperaturen 22° - 29° C.

De kolonies, afkomstig van de Palao eilanden (Carolinen, N. van Nieuw Guinea) toonden geen jaarringen. De temperatuur van het zee-water ligt hier het gehele jaar door tussen 27° en 29° C.

Het blijkt dus, dat de jaarringen het duidelijkst en tegelijkertijd het dunst zijn in water met een grote jaarlijkse temperatuurschommeling en in duidelijkheid afnemen, bij gelijktijdige toename in dikte, naarmate de gemiddelde jaartemperatuur van het zee-water hoger is en de verschillen tussen de seizoenen geringer zijn.

Niet alle koralen vertonen deze jaarringen. Waarschijnlijk is de ene soort gevoeliger voor temperatuurverschillen dan de andere. De soorten, die wel periodieke groeiverschillen tonen, voldoen allen aan de regel, welke hiervoor werd vastgesteld bij Favia speciosa. De maximum dikte, welke een jaarring kan bezitten, wisselt met de soort. De grootste, door Ma (1933, 1934) gevonden dikte, bedroeg 25 mm.

Ook in enkele Silurische koralen uit Gotland zijn jaarringen waargenomen, met dikten van 12 - 25 mm. In andere zijn ze zeer vaag of geheel afwezig. Het vermoeden schijnt hierdoor gewettigd, dat tijdens het Siluur de watertemperatuur van het Oostzeebekken wisselde tussen ongeveer 20° en 28° C.

SOLITAIRE KORALEN.

Over de wijze waarop de groei vorm van solitaire koralen door het milieu wordt beïnvloed, zullen we hier kort zijn. Slechts een enkel voorbeeld wordt behandeld, ter illustratie van het feit dat zich ook bij deze groep dergelijke verschijnselen voordoen.

Horenvormig gebogen solitaire koralen bezitten over het algemeen geen of slechts een klein aanhechtingsvlak. De kromming is in het midden het sterkst en heeft geen bepaalde voorkeursrichting (bij vormen met een elliptische doorsnede is de kromming echter meestal in de richting van de lange of de korte as). Het vlak van de kelkrand staat scheef op de as van de poliep, zodat hij een stompe hoek maakt met de middellijn van de holle zijde en een scherpe hoek met die van de bolle kant. In tegenstelling hiermee bezitten de rechte, subcylindrische vormen een kelkrand, die loodrecht staat op de as van de poliep. Daar beide groei vormen voorkomen bij een volkomen gelijk septaalapparaat, en bovendien bij geheel verschillende soorten, maar met ongeveer evengrote aanhechtingsvlakken, dezelfde groei vorm gevonden kan worden, moet de groei vorm een mechanische oorzaak hebben (Krejci, 1923). Korale, die zich op een klein substratum hebben vastgezet, verliezen op een gegeven ogenblik hun evenwicht en zakken om. Bij dieren, die een groter substratum hebben, wordt het aanhechtingsvlak tijdens de groei sterk vergroot en versterkt. Men dient dus zeer voorzichtig te zijn bij het toekennen van enige systematische betekenis aan de uiterlijke vorm van een solitair koraal.

SAMENVATTING.

De volgende milieu-factoren weerspiegelen zich op de een of andere wijze in de groei vormen der hermatypische koralen:

Sterk bewogen water: de vertakte koralen zijn overwegend gedrongen van bouw, met kortere en steviger gebouwde takken, die aan de basis vaak vergroeid zijn; sommige kolonies zijn sterk knollig, andere worden incrustringend. Geweivormig vertakte soorten zijn zeldzaam. De massieve soorten komen zowel voor in ronde als in platte kolonies, de kelken zijn meermalen vervormd, de oppervlakken der kolonies zijn glad.

Rustiger water: de vertakte kolonies zijn overwegend teer en slank van bouw, met vaak lange takken. Geweivormig vertakte soor-

ten zijn algemeen. De kelken van massieve kolonies zijn regelmatig van vorm.

Zeer ondiep water: vertakte vormen vertonen vaak een wirwar van kleine vertakkingen; de kolonies kunnen wel grote horizontale afmetingen bereiken, maar hun opwaartse groei is zeer geremd. Massieve kolonies zijn eveneens overwegend plat van vorm.

Helder water: de theca verheffen zich niet boven de oppervlakte van de kolonie; de coenenchym aan de oppervlakte vlak en regelmatig.

Onder invloed van sedimentafzetting kunnen de theca soms tot boven de oppervlakte van de kolonie uitgroeien; het coenenchym ertussen kan gesculpteerd en onregelmatiger zijn. Bij de massieve soorten domineren de bolvormige en half-bolvormige kolonies. Een vrij sterke, maar nog tolereerbare sedimentatie stimuleert vaak de opwaartse groei; zowel hierdoor als door materiaaltransport langs de bodem kunnen vertakte en massieve kolonies zich op een steel van de bodem gaan verheffen.

Het substratum is vooral van invloed wanneer een koraalkolonie een incrusterende groeiwijze aanneemt. Zij kan leiden tot een volledig verlies van de eigen vorm.

Parasieten kunnen aanleiding geven tot wratachtige uitwassen.

Milieuveranderingen tijdens de groei kunnen zich vooral uiten wanneer de kolonie beschadigd raakt; het regenererende deel kan zich dan enigermate aanpassen aan de nieuwe omstandigheden. Toename in de sedimentatie kan bij massieve vormen leiden tot de vorming van knobbels en uitwassen aan de bovenzijde.

Jaarringen geven een indruk van de zeewater-temperaturen.

Aquariumproeven hebben aangetoond dat geringe variaties in het zoutgehalte van het water weinig invloed hebben op de koraal groei (Crossland, 1935, p. 499).

LITERATUUR

- Boschma H. - "The species problem in Millepora", Zool. Verh. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden, no. 1, pp. 1 - 115. 1948
- Crossland C. - "Notes on the ecology of the reef-builders of Tahiti", Proc. Zool. Soc. Londen, 1928, pp. 717-735. 1928.
"Coral faunas of the Red Sea and Tahiti", Proc. Zool. Soc. London, 1935, pp. 499-504, 1935.
"Madreporaria, Hydrocorallinae, Heliopora and Tubipora", Great Barrier Reef. Exp., Sci. Reps. Vol. 6, no. 3, Brit. Mus. N.H. 1952.
- Jones F.W. - "On the growth forms and supposed species in corals", Proc. Zool. Soc. Londen. 1907, pp. 518-566. 1907.
- Krejci K. - "Norddeutsche Miocänkorallen", Centralblatt für Mineral. etc. pp. 602 - 606; idem 1926, Jahrb. Preuss. Geol. Landesamt, B. 46, pp. 457-503. 1923.
- Kühn O. - "Variationsuntersuchungen an rezenten Korallen und ihre Anwendbarkeit auf die Fossilien", Verh. Zool. - Bot. Ges. Wien, pp. 129-134. 1925.
- Ma T.Y.H. - "On the seasonal change of growth in some Palaeozoic Corals", Imp. Acad. Japan, Proc., Vol. 9, pp. 407-409. 1933.
"On the seasonal change of growth in a reef coral, *Favia speciosa* (Dana), and the water temperatures of the Japanese seas during the latest

- geological times", Imp.Acad.Japan,Proc.Vol.10, pp. 353-356. 1934.
- Mayor A.G. - "Growth Rate of Samoan Corals", Pap.Dep.Mar. Biol.Carnegie Inst.Washington, Vol.19, pp. 51-72. 1924.
- Motoda S. - "A study of growth rate in the massive reef coral, *Goniastrea aspera* Verrill", Palao Trop Biol.Station Studies, Vol.2, pp. 1-6. 1940a. "The environment of the life of massive reef coral, *Goniastrea aspera* Verrill, inhabiting the reef flat in Palao", Palao Trop.Biol.Station Studies, Vol.2, pp. 61-104. 1940b.
- Stephenson T.A. and A.- "Growth and asexual reproduction in corals", Great Barrier Reef Exp.,Sci Repts,Brit.Mus.N.H. Vol. 3, pp. 167-205. 1933.
- Vaughan T.W. - "Growth-Rate of the Floridian and Bahaman Shoal Water Corals", Carn.Inst.Wash.,Year Book,no.14 pp. 221-231. 1915.
- Wells J.W. - "Corals", Geol.Soc.Am.,Memoir 67.Ecology,Vol.1 pp.1087 - 1104, Paleoecology, vol.2,pp.773-782 1957a. "Coral Reefs", Geol.Soc.Am.,Mem.67, Vol.1,pp. 609-631. 1957b.
- Yonge C.M. - "Studies on the biology of Tortugas corals.I Observations on *Maeandra areolata* Linn.; II Variations in the genus *Siderastrea*".Carn.Inst Wash., Public.452, pp. 185 - 208 (ook: Papers from Tortugas Laboratory, Vol. 24).

Augustus-nummer pagina 123:

Door een abuis bij het drukken is de foto van de Diable Crater ondersteboven geplaatst. Hiervoor onze excuses.